

УДК 595.132:599.4

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ГЕМИПОПУЛЯЦИИ  
COSMOCERCA ORNATA (NEMATODA: COSMOCERCIDAE)  
ИЗ ОЗЕРНЫХ ЛЯГУШЕК И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ**

© А. А. Кириллов,\* И. Ю. Кириллова

Институт экологии Волжского бассейна РАН

ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003

\* E-mail: parasitolog@yandex.ru

Поступила 09.02.2015

Изучена изменчивость размеров тела самок *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) — паразита озерных лягушек. Установлено, что на формирование размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* оказывают влияние как биотические (возраст, пол и фенотип хозяина, плотность популяции паразита), так и абиотические (сезон года, температура воды) факторы. Размерная структура гемипопуляции *C. ornata* характеризуется невысоким уровнем индивидуальной изменчивости размеров тела паразитов как в пределах одной субпопуляционной группы амфибий (половой, возрастной, фенотипической), так и в популяции озерных лягушек в целом. Чем сильнее проявляются различия в биологии и экологии этих субпопуляций хозяев, тем более выражена вариабельность размеров тела *C. ornata*.

**Ключевые слова:** нематоды, *Cosmocerca ornata*, размерная структура гемипопуляции, экологические факторы, озерная лягушка, Самарская Лука.

Размеры тела — один из определяющих параметров любого организма. Все жизненные характеристики гельминтов, такие как плодовитость, уровень метаболизма, продолжительность жизни, успех трансмиссии, плотность популяции связаны с размерами тел паразитов (Фрезе, 1977; Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984; Charnov, 1993; Poulin, 1998; Poulin, Morand, 2000). Так, репродуктивный успех у паразитических нематод тесно связан с размерами тела самок паразитов: чем крупнее самки, тем больше их плодовитость (Harvey, Keumer, 1991; Skorping et al., 1991; Morand, 1996).

Вариабельность размеров тела в пределах одной популяции является обычным явлением среди гельминтов (Poulin, 1998; Poulin, Latham, 2002). В ряде случаев изменчивость размерной структуры популяций паразитов может быть очень сильно выражена, отражая высокую степень фенотипической пластичности, которую демонстрируют многие гельминты. Как правило, размерная структура популяций паразитов характеризуется наличием небольшого числа крупных и множества небольших особей (Poulin,

Latham, 2002). Размеры тела гельминтов могут отражать разные аспекты внутривидовой и межвидовой конкуренции паразитов за пространство и другие ограниченные ресурсы организма хозяина (Read, 1951; Bush, Lotz, 2000), а также эффективность использования этих ресурсов (Тарасовская, 2011).

Анализ размерной структуры гемипопуляций гельминтов является одним из методов оценки внутривидовых и межвидовых взаимоотношений паразитов. Основными характеристиками, используемыми в морфометрическом анализе гельминтов, являются показатели длины и ширины гельминтов — признаки, наиболее изменяющиеся в онтогенезе хозяина и определяющие процессы роста и созревания паразитов (Фрезе, 1977; Иешко, 1988).

В паразитологической литературе накоплен определенный материал о внутривидовой и межвидовой изменчивости паразитов и, в частности, гельминтов амфибий (Hartwich, 1972; Ваккер, Тарасовская, 1988а—в; Тарасовская, 2009, 2011, 2013; Аралханова, 2010а—в; Тарасовская, Пашкевич, 2011). В то же время вопрос об изменчивости размерной структуры популяций паразитов земноводных остается малоизученным. Данные по изменчивости размеров тела *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) отсутствуют.

Цель настоящей работы — изучение размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* из озерных лягушек *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) и факторов, влияющих на размеры тела паразитов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование изменчивости размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* проводилось в 2010—2011 гг. на базе стационара Института экологии Волжского бассейна РАН (ИЭВБ РАН) «Кольцовский» (Мордовинская пойма Саратовского водохранилища). Отлов озерных лягушек производился каждую декаду месяца из протоки Студенка (53°10' С—49°26' В). Ежедневно измерялась температура воды в 10 стационарных точках протоки термометром в оправе ТМ—10.

Изучение изменчивости размеров тела паразита проведено на 638 зрелых самках *C. ornata* (в матке содержатся яйца с развитыми личинками). Ввиду низкой численности самцов нематод, исследование размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* проведено только на самках паразита. Также учитывались самки, только что отродившие личинок. Самки нематод, извлеченные из кишечника амфибий, предварительно умерщвлялись нагреванием и измерялись в капле воды на предметном стекле без использования покровного стекла. Для анализа размерной структуры гемипопуляции нематоды нами использован показатель длины тела паразитов.

При исследовании изменчивости размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* нами учитывались биологическая структура популяции хозяина (возраст, пол и фенотип озерных лягушек), количество гельминтов в хозяине, сезон года, а также температура воды.

Амфибии были условно разделены на 5 размерно-возрастных групп (Дубинина, 1950): головастики, сеголетки, годовики (длиной тела до

50 мм), особи в возрасте 2, 3 лет (51—80 мм), особи возраста 4 и более лет (81—115 мм). В нашем материале головастики озерных лягушек не заражены нематодами *C. ornata*.

При изучении влияния внутривидового полиморфизма озерных лягушек на размерную структуру гемипопуляции *C. ornata* исследовались паразиты двух фенотипов амфибий: *striata* (полосатый) и *maculata* (бесполосый) (Терентьев, 1962; Шварц, Ищенко, 1968; Щупак, 1977; Ищенко, 1978; Шляхтин, 1985, и др.).

Анализ влияния биотических и абиотических факторов на изменчивость размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* проведен на паразитах от двух старших возрастных групп озерных лягушек.

Статистическая обработка материала выполнена общепринятыми методами с использованием следующих параметров:  $\bar{X}$  — средняя арифметическая,  $m_x$  — ошибка средней,  $C_v$  — коэффициент вариации. Достоверность различий между значениями средней длины тела паразита определялась по критерию Стьюдента (Рокицкий, 1967).

При оценке зависимости размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* от количества паразитов в хозяине использовался корреляционный анализ. Для определения влияния температуры воды на размеры тела нематод применялся дисперсионный анализ (Рокицкий, 1967).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении размеров тела самок *C. ornata* из озерных лягушек разного возраста установлено, что длина тела паразита изменялась от 3.86 мм (в двух- и трехлетних амфибиях) до 7.87 мм (в сеголетках) (табл. 1). Уровень изменчивости длины тела самок *C. ornata* лежит в пределах значений коэффициента вариации ( $C_v$ ) от 11.36 (в годовиках озерных лягушек) до 15.20 % (в сеголетках). Значения  $C_v$  размеров тела паразитов от разных размерно-возрастных групп озерных лягушек показывают, что гемипопуляция нематод как в отдельных возрастных группах хозяев, так и в популяции амфибий в целом, характеризуется невысокой индивидуальной изменчивостью (табл. 1).

Наибольшие показатели минимальной и максимальной длины тела и средних размеров самок *C. ornata* отмечены у паразитов из сеголетков озерных лягушек, наименьшие — у нематод из 2-, 3-летних амфибий (табл. 1). Выявлены статистически достоверные различия в показателях средней длины тела нематод из сеголетков и 2-, 3-летних озерных лягушек (при  $P < 0.001$ ); из сеголетков и амфибий возраста 4 и более лет ( $P < 0.05$ ); из годовиков и двух-, трехлетних лягушек ( $P < 0.01$ ); из 2-, 3-летних амфибий и особей 4 и более лет ( $P < 0.01$ ).

Вероятно, максимальные размеры тела *C. ornata* из сеголетков озерных лягушек связаны с низкой плотностью популяции паразитов в этой возрастной группе амфибий. Так, при изучении распределения гемипопуляции нематоды в субпопуляциях озерных лягушек разного возраста выявлено, что самая низкая зараженность нематодами отмечена у сеголетков амфибий (35.9 %; 0.8 экз.). В этой размерно-возрастной группе озерных лягушек преобладают особи с интенсивностью заражения 1—3 экз. Напротив,

Таблица 1

Изменчивость размерной структуры гемипопуляции самок *Cosmocerca ornata* из разных возрастных групп озерных лягушек

Table 1. Variability of the dimensional (body size) structure in the infrapopulation of *Cosmocerca ornata* females from different age groups of marsh frogs

Возраст хозяина, годы	n, <sup>1</sup> экз.	Длина паразитов, мм		C <sub>v</sub>
		min—max	$\bar{X} \pm m_x$	
Сеголетки	26	4.45—7.87	$5.97 \pm 0.18$	15.20
Годовики	51	4.11—7.06	$5.63 \pm 0.09$	11.36
2—3	275	3.86—7.21	$5.34 \pm 0.04$	12.38
4 и более	156	4.21—7.47	$5.53 \pm 0.06$	13.78

Примечание: Здесь и далее <sup>1</sup>n — количество паразитов.

минимальные размеры гельминтов из двух-, трехлетних амфибий обусловлены, по-видимому, высокой плотностью *C. ornata* в данной размерно-возрастной группе озерных лягушек (77.7 %; 5.3 экз.). У амфибий 2, 3 лет преобладают особи с зараженностью 1—11 экз. Возрастная структура гемипопуляции *C. ornata* в субпопуляциях сеголетков и годовиков лягушек характеризуется преобладанием неполовозрелых паразитов (идет интенсивное поступление *C. ornata* в амфибий этих возрастных групп), часть которых при дальнейшем развитии элиминируется. По-видимому, сеголетки и годовики озерных лягушек лимитируют численность нематод в силу ограниченности пространственной ниши (небольших размеров кишечника).

Анализ длины тела самок *C. ornata* из двух старших возрастных групп озерных лягушек (2-, 3-летние и амфибии возраста 4 и более лет) в зависимости от числа нематод в одном хозяине показал, что с увеличением плотности популяции *C. ornata* размеры паразитов уменьшаются. Так, наибольшая длина тела нематод отмечается при минимальном числе паразитов (1—5 экз.) в кишечнике хозяина, наименьшие размеры самок *C. ornata* зарегистрированы при максимальном заражении амфибий (> 18 экз.) (табл. 2).

Выявлены статистически достоверные различия в показателях средней длины тела *C. ornata* из озерных лягушек возраста 2, 3 лет при количестве паразитов в кишечнике 1—5 и 12—17 экз., 1—5 и больше 18 экз., 6—11 и 12—17 экз. (при  $P < 0.01$ ), 6—11 и больше 18 экз. (при  $P < 0.001$ ) (табл. 2). У амфибий возраста 4 и более лет значимые различия в показателях средней длины тела гельминтов зарегистрированы между всеми группами (при  $P < 0.001$ ), за исключением 6—11 и 12—17 экз. (табл. 2).

Корреляционный анализ влияния плотности популяции паразита на длину тела самок *C. ornata* из 2-, 3-летних амфибий выявил лишь слабую отрицательную связь, а у озерных лягушек возраста 4 и более лет — среднюю отрицательную связь между количеством паразитов в кишечнике и их размерами. С увеличением числа нематод в хозяине показатель средней длины тела зрелых самок снижается (для 2-, 3-летних амфибий коэффициент корреляции  $r = -0.300$ ; для лягушек > 4 лет  $r = -0.710$ ). Корреляция

Таблица 2

Изменчивость размерной структуры гемипопуляции самок *Cosmocerca ornata* в двух старших возрастных группах озерных лягушек в зависимости от числа паразитов в кишечнике, мм

Table 2. Variability of the dimensional (body size) structure in the infrapopulation of *Cosmocerca ornata* females from 2- and more-year-old marsh frogs depending on the number of parasites in the intestine, mm

Количество паразитов, экз.	2-, 3-летние амфибии				Амфибии 4 и более лет			
	п, экз.	min—max	$\bar{X} \pm m_x$	$C_v$	п, экз.	min—max	$\bar{X} \pm m_x$	$C_v$
1—5	65	4.25—7.21	$5.44 \pm 0.08$	12.53	43	4.72—7.47	$6.28 \pm 0.08$	8.79
6—11	116	4.24—6.88	$5.41 \pm 0.06$	11.77	45	4.34—6.62	$5.47 \pm 0.09$	10.74
12—17	60	4.11—6.21	$5.13 \pm 0.07$	10.44	34	4.26—6.63	$5.28 \pm 0.11$	12.04
18 и более	25	3.86—5.78	$4.95 \pm 0.12$	12.43	30	4.21—5.06	$4.74 \pm 0.04$	4.85

между числом паразитов в кишечнике хозяина и длиной их тела достоверна (при  $P < 0.001$ ).

Судя по значениям коэффициента вариации ( $C_v$ ) минимальный уровень индивидуальной изменчивости самок *C. ornata* из амфибий возраста 4 и более лет отмечен при самом высоком количестве паразитов в кишечнике хозяина (табл. 2). При этом у паразитов из 2-, 3-летних озерных лягушек вариабельность размеров была примерно на одном уровне при разном числе нематод в кишечнике хозяина (табл. 2).

Отмечено, что для *C. ornata* в каждой особи озерных лягушек характерны определенные колебания длины тела (рис. 1, 2). При одном и том же количестве паразитов в кишечнике разных хозяев наблюдается вариабельность размеров тела. Этот факт объясняется тем, что каждая конкретная

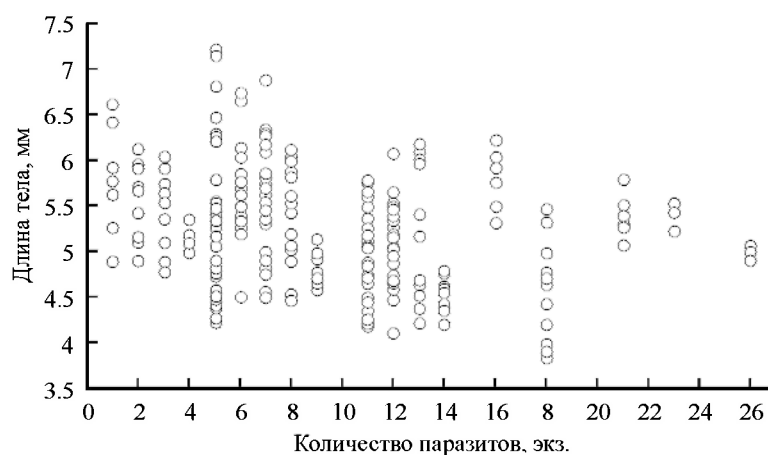


Рис. 1. Изменчивость длины тела *Cosmocerca ornata* в 2-, 3-летних особях озерных лягушек в зависимости от количества паразитов в одном хозяине.

Fig. 1. Variability of the body size of *Cosmocerca ornata* in 2-, 3-year-old marsh frogs depending on the number of parasites in one host.

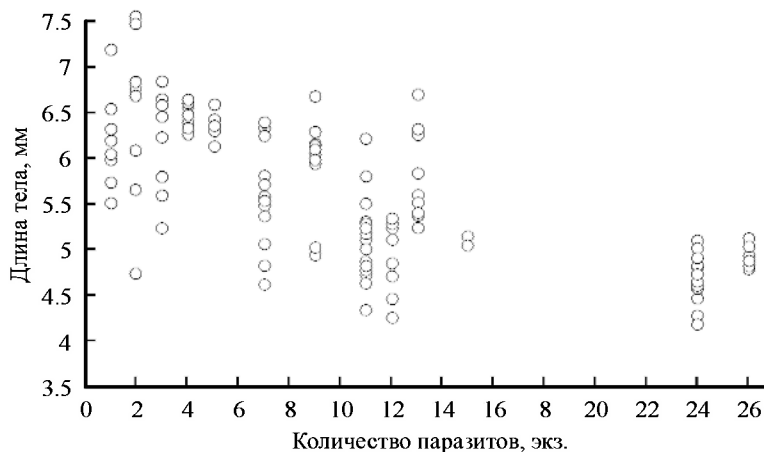


Рис. 2. Изменчивость длины тела *Cosmocerca ornata* в озерных лягушках 4 и более лет в зависимости от количества паразитов в одном хозяине.

Fig. 2. Variability of the body size of *Cosmocerca ornata* in 4- and more-year-old marsh frogs depending on the number of parasites in one host.

особь хозяина представляет собой экологическую нишу (среду обитания) со своими специфическими условиями, действующими на паразитов неодинаково. В результате этого создаются разные возможности для роста и развития *C. ornata*. Возможно, оказывает влияние и внутривидовая конкуренция паразитов за пространственную и трофическую ниши организма хозяина.

Исследование размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* из самцов и самок озерных лягушек двух старших возрастных групп (2-, 3-летние и особи 4 и более лет) выявило, что пол хозяина не оказывает существенного влияния на размеры тела паразитов. Несмотря на то что показатели наименьшей и наибольшей длины тела нематод у самцов и самок озерных лягушек (у двух размерно-возрастных групп) варьируют, значения средней длины тела *C. ornata* в озерных лягушках разного пола (в пределах одной возрастной группы) находятся на одном уровне (табл. 3). Статистически достоверные различия в показателях средней длины тела самок *C. ornata* выявлены только между размерами тела нематод из самок амфибий двух старших возрастных групп ( $P < 0.01$ ).

Уровень изменчивости длины тела нематод у земноводных обоего пола подвержен незначительным колебаниям. Несколько более вариабельна длина тела *C. ornata* оказалась у самцов озерных лягушек по сравнению с самками амфибий как у 2-, 3-летних особей, так и у лягушек 4 и более лет (табл. 3).

Наибольшие показатели минимальной, максимальной длины и средних размеров тела *C. ornata* зарегистрированы у паразитов из самок земноводных старшей возрастной группы (4 и более лет) (табл. 3). На наш взгляд, этот факт связан в первую очередь с величиной пространственной ниши паразитов, которая больше у старых (крупных) особей амфибий, и именно у самок, поскольку самки у земноводных всегда крупнее самцов (Woolbright, 1983; Fairbairn et al., 2007).

Таблица 3

Изменчивость размерной структуры гемипопуляции самок *Cosmocerca ornata* в двух старших возрастных группах озерных лягушек разного пола, мм

Table 3. Variability of the dimensional (body size) structure of the infrapopulation of *Cosmocerca ornata* females from males and females of 2- and more-year-old marsh frogs, mm

Пол хозяина	2-, 3-летние амфибии				Амфибии 4 и более лет			
	п, экз.	min—max	$X \pm m_x$	$C_v$	п, экз.	min—max	$X \pm m_x$	$C_v$
Самки	132	3.86—7.21	$5.44 \pm 0.08$	12.53	89	4.26—7.47	$6.28 \pm 0.08$	8.79
Самцы	143	4.11—6.88	$5.41 \pm 0.06$	11.77	67	4.21—7.11	$5.47 \pm 0.09$	10.74

В литературе имеются сведения о различиях между амфибиями разных фенотипов по продолжительности жизни, составу крови, массе тела, уровню обмена веществ, времени ухода и выхода с зимовки и т. д. (Шварц, Ищенко, 1968; Рункова, 1975; Ищенко, 1978; Топоркова и др., 1979; Шарыгин 1980а, б; Леденцов, 1990а, б; Ishchenko, 1994; Вершинин, 2002; Hoffman, Blouin, 2002, и др.). Изучение размерной структуры самок *C. ornata* из озерных лягушек разных фенотипов выявило статистически достоверные различия в значениях средней длины тела паразитов у амфибий морф *striata* и *maculata* (при  $P < 0.001$ ). Средняя длина тела нематод от «полосатых» амфибий ( $5.55 \pm 0.05$  мм) оказалась выше, чем от «бесполосых» ( $5.32 \pm 0.05$  мм). Относительно невысокий средний показатель коэффициента вариации (как у паразитов из *striata*  $C_v = 12.73$  %, так и из *maculata* — 13.50 %) свидетельствуют о том, что нематода *C. ornata* в лягушках разных фенотипических групп характеризуется слабовыраженной индивидуальной изменчивостью.

По-видимому, физиологические и поведенческие различия озерных лягушек морф *striata* и *maculata* обуславливают вариабельность размеров тела паразита из амфибий разных фенотипов. Таким образом, внутривидовой полиморфизм хозяев-амфибий оказывает существенное влияние на размерную структуру гемипопуляции *C. ornata*.

При изучении сезонной изменчивости размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* из озерных лягушек нами учитывались пол и фенотип хозяев.

Данные табл. 4 и 5 отражают уровень изменчивости размеров тела *C. ornata* из самок и самцов 2-, 3-летних амфибий в разные сезоны года. Для *C. ornata* в период май—октябрь (период активного роста и развития паразита и его хозяина) характерны определенные колебания в размерах тела из самок и самцов озерных лягушек. В первую очередь эти изменения связаны с интенсивностью роста, созревания самок паразитов и отрождения ими личинок в разные месяцы года, а также с элиминацией старых особей *C. ornata*. Диапазон изменчивости длины тела *C. ornata* из озерных лягушек разного пола лежит в пределах значения коэффициента вариации от 8.21 до 16.70 % у самок амфибий, у самцов — от 7.06 до 12.15 %. Как в самцах, так и в самках лягушек прослеживается тенденция увеличения показателя коэффициента вариации размеров тела нематод в летний период (табл. 4, 5).

Таблица 4

Сезонная изменчивость размерной структуры гемипопуляции самок *Cosmocerca ornata* в 2-, 3-летних самках озерных лягушек (май—октябрь 2010 г.)

Table 4. Seasonal variability of dimensional structure in the infrapopulation of *Cosmocerca ornata* females in two-three-year-old marsh frog females (From May to October 2010)

Месяц	t, °C	n, экз.	Длина паразитов, мм		C <sub>v</sub>
			min—max	X ± m <sub>x</sub>	
Май	14.6	10	5.21—6.76	5.82 ± 0.18	9.51
Июнь	19.3	32	3.86—7.21	5.37 ± 0.16	16.70
Июль	23.9	22	4.81—6.95	5.51 ± 0.13	11.29
Август	22.8	15	4.23—6.28	5.27 ± 0.15	11.11
Сентябрь	16.2	26	4.25—5.79	5.03 ± 0.10	9.45
Октябрь	9.1	27	4.67—6.11	5.24 ± 0.08	8.21

Примечание. Здесь и в табл. 5 t — среднемесячная температура воды.

Наибольшие показатели минимальных и средних размеров тела нематод (как у самок, так и у самцов озерных лягушек) отмечены в мае месяце. Наибольшие значения максимальной длины тела гельминтов из самок амфибии зарегистрированы в июне, а из самцов — в мае (табл. 4, 5). Вероятно, в самках озерных лягушек процесс созревания *C. ornata* вывод личинок происходит интенсивнее, чем в самках амфибии. Элиминация зрелых самок старой генерации *C. ornata* (в конце мая) из самцов озерных лягушек приводит к снижению показателей средней длины тела нематод в июне месяце. В этом месяце у самцов амфибий гемипопуляция *C. ornata* представлена исключительно новой генерацией паразитов. В самках озерных лягушек период созревания самок нематод и вывод ими личинок относительно затянут — зрелые самки *C. ornata* прошлогодней генерации встречаются в самках амфибии еще в июне месяце. Более крупным самкам *C. ornata* в самках озерных лягушек по сравнению с самками нематод из

Таблица 5

Сезонная изменчивость размерной структуры гемипопуляции самок *Cosmocerca ornata* в 2-, 3-летних самцах озерных лягушек (май—октябрь 2010 г.)

Table 5. Seasonal variability of dimensional structure in the infrapopulation of *Cosmocerca ornata* females in 2-, 3-year-old marsh frog males (From May to October 2010)

Месяц	t, °C	n, экз.	Длина паразитов, мм		C <sub>v</sub>
			min—max	X ± m <sub>x</sub>	
Май	14.6	33	4.93—6.74	5.75 ± 0.10	9.80
Июнь	19.3	13	4.21—5.92	4.88 ± 0.16	12.15
Июль	23.9	30	4.52—6.81	5.59 ± 0.12	12.14
Август	22.8	18	4.24—5.46	4.85 ± 0.08	7.06
Сентябрь	16.2	20	4.31—6.24	5.36 ± 0.13	11.26
Октябрь	9.1	29	4.11—6.61	5.31 ± 0.11	10.82



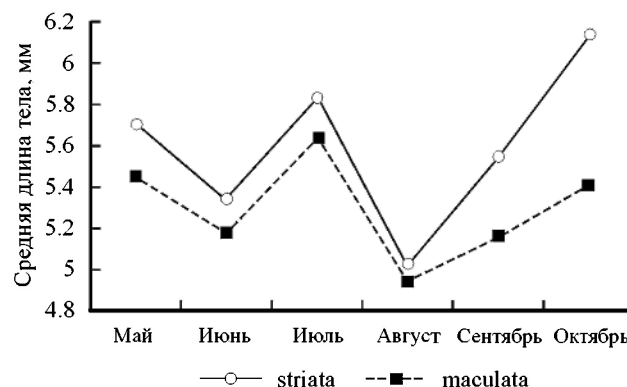


Рис. 3. Сезонная изменчивость длины тела *Cosmocerca ornata* в озерных лягушках разного фенотипа.

Fig. 3. Seasonal variability of the body size of *Cosmocerca ornata* in marsh frogs of different phenotypes.

самцов амфибий (табл. 4, 5) требуется больше времени для роста, развития личинок и их вывода. Ранее было показано, что более крупным гельминтам требуется больше времени для роста и репродукции по сравнению с небольшими паразитами (Skorping et al., 1991; Gemill et al., 1999). Кроме того, на темпы роста и развития паразитов в самцах и самках озерных лягушек также могут оказывать влияние физиологические и биохимические изменения, происходящие в организме амфибий перед периодом размножения и во время него (Lees, Bass, 1960; Feder, Burggren, 1992; Carr, 2010).

Изучение изменчивости длины тела паразитов из самок и самцов 2, 3-летних озерных лягушек в период май—октябрь выявило значимые различия в средних размерах нематод между амфибиями разного пола в июне, августе и сентябре ( $P < 0.05$ ). Наибольшие показатели минимальной, максимальной и средней длины тела самок *C. ornata* новой генерации отмечаются в июле месяце как из самок, так и из самцов озерных лягушек. В осенний период (сентябрь—октябрь), судя по значениям коэффициента вариации, изменчивость размеров тела *C. ornata* из самцов амфибий (также как и из самок) находится примерно на одном уровне (табл. 4, 5).

При анализе изменчивости длины тела *C. ornata* из озерных лягушек разного фенотипа в отдельные месяцы (май—октябрь) отмечено, что в течение теплого периода года размеры тела паразитов варьировали (рис. 3). Уровень изменчивости размеров тела паразитов из амфибий морфы *striata* лежит в пределах значений  $C_v$  от 10.46 до 12.95 %, у нематод из лягушек морфы *maculata* — от 10.53 до 16.30 %. Таким образом, у *C. ornata* из «бесполосых» амфибий размеры тела более вариабельны по сравнению с длиной тела нематоды из «полосатых» лягушек. Судя по показателям коэффициента вариации в отдельные месяцы года, как у гельминтов из амфибий морфы *striata*, так и из *maculata*, наиболее изменчивы размеры тела паразитов оказались в июне месяце (12.95 и 16.30 % соответственно), когда гемипопуляция *C. ornata* представлена двумя генерациями (старой и новой), наименее — в июле (10.62 и 10.53 % соответственно) и августе (10.46 и 10.87 % соответственно), когда присутствует только новая генера-

ция нематод. Максимальные значения средних размеров тела *C. ornata* из озерных лягушек (как морфы *striata*, так и *maculata*) за весенне-осенний период зарегистрированы в мае, июле и октябре (рис. 3). Статистически достоверные различия в показателях средней длины тела нематод из амфибий разных морф отмечены в сентябре и в октябре (при  $P < 0.05$ ).

Весной высокие значения средней длины тела паразитов из лягушек разного пола и разных фенотипов связаны с тем, что вплоть до конца мая гемипопуляция *C. ornata* представлена исключительно перезимовавшими гельминтами (по нашим данным, поступление новой генерации нематод начинается лишь в конце месяца). Вследствие этого зрелые самки *C. ornata* в это время отличаются крупными размерами (табл. 4, 5; рис. 3).

В середине лета (июль) создаются наиболее благоприятные условия для роста и развития паразитов, одной из причин может выступать температурный фактор — прогревание водоема до оптимальной температуры ( $24\text{--}27\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Помимо температуры окружающей среды, на рост и развитие нематод, по-видимому, могут оказывать влияние физиологическое состояние организма хозяев-амфибий и их поведение. Период размножения, сопровождающийся гормональными изменениями в организме земноводных, во второй половине июня заканчивается (личные наблюдения). Озерные лягушки активно питаются, проводят больше времени на прогреваемой солнцем суше (в отличие от периода размножения). В результате в июле отмечены высокие показатели минимальной, максимальной и средней длины тела паразитов как у амфибий разного пола, так и разного фенотипа (табл. 4, 5; рис. 3).

Осенью (сентябрь—октябрь) перед зимовкой также наблюдается увеличение показателя средней длины тела паразитов из амфибий морф *striata* и *maculata* (рис. 3), а также из самцов и самок лягушек (табл. 4, 5), обусловленное тем, что в этот период зрелые самки *C. ornata* после вывода личинок не элиминируются, а остаются в организме хозяина и вместе с ним переживают зимовку.

При анализе изменчивости размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* следует учитывать не только сезонные изменения в экологии и физиологии хозяев, но и общую зависимость как паразита, так и его хозяина от абиотических факторов. Темпы роста и развития паразита зависят от температуры окружающей среды, которая действует на гельминта опосредованно через организм хозяина. Пойкилотермные животные, к которым относятся амфибии, при низких температурах в зимний период впадают в оцепенение. По нашим наблюдениям, температура воды подо льдом всю зиму составляет  $4.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ . В оцепеневших амфибиях рост паразитов не наблюдался. К концу зимовки происходит снижение показателя средней длины тела самок *C. ornata*. Отмечено достоверное уменьшение значения средней длины самок *C. ornata* в период с ноября ( $5.53 \pm 0.11\text{ мм}$ ) по апрель ( $4.80 \pm 0.11\text{ мм}$ ) при  $P < 0.001$  (табл. 6). В период же активной жизнедеятельности амфибий (весна—осень) отмечается интенсивный рост паразитов и их развитие.

Изучение изменчивости размеров тела *C. ornata* от изменения температуры воды выявило высокую адаптационную способность гельминтов и их тесную связь с биологией хозяев. Дисперсионный анализ показал, что в период май—октябрь температура воды в диапазоне  $16\text{--}27\text{ }^{\circ}\text{C}$  достовер-

Таблица 6

Изменчивость длины тела самок *Cosmocerca ornata* в период зимовки озерных лягушек, мм (ноябрь 2010—апрель 2011 г.)

Table 6. Variability of the body size of *Cosmocerca ornata* females in wintering marsh frogs, mm (from November 2010 to April 2011)

Месяц	n, экз.	min—max	$\bar{X} \pm m_x$
Ноябрь	47	4.26—7.85	$5.53 \pm 0.11$
Декабрь	27	4.14—6.95	$5.34 \pm 0.17$
Январь	21	4.31—6.99	$5.27 \pm 0.11$
Февраль	16	4.19—6.23	$5.32 \pm 0.17$
Март	11	4.11—6.03	$5.22 \pm 0.08$
Апрель	8	4.13—5.86	$4.80 \pm 0.11$

но влияет на рост и созревание самок *C. ornata* ( $F_{\phi} = 4.20 > F_{\text{ст}} = 4.00$  при  $P < 0.01$ ). Кроме того, на рост и развитие *C. ornata*, особенно ранней весной и поздней осенью, влияет поведенческая терморегуляция хозяев-амфибий (прогревание на солнце), за счет чего температура тела озерной лягушки может быть выше, чем температура воздуха и воды (Feder, Burggren, 1992; Duellman, Trueb, 1994; Wells, 2010).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты показали, что размерная структура гемипопуляции *C. ornata* характеризуется невысоким уровнем индивидуальной изменчивости размеров тела паразитов как в пределах одной субпопуляционной группы амфибий (половой, возрастной, фенотипической), так и в популяции озерных лягушек в целом.

На формирование размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* оказывает влияние ряд экологических факторов. При исследовании изменчивости размеров тела паразитов в зависимости от возраста хозяина выявлены статистически достоверные различия в длине тела нематод из разных размерно-возрастных групп озерных лягушек. Наиболее крупные гельминты зарегистрированы у сеголетков амфибий, в которых отмечена самая низкая плотность популяции паразитов. Минимальными размерами характеризуются нематоды из 2-, 3-летних особей озерных лягушек, что обусловлено высокой численностью *C. ornata* в амфибиях этой размерно-возрастной группы.

Размерная структура гемипопуляции *C. ornata* зависит от количества паразитов в кишечнике озерных лягушек. Наибольшая длина тела нематод отмечается при минимальном числе паразитов в кишечнике хозяина, наименьшие размеры гельминтов — при максимальных показателях инвазии амфибий, что, по нашему мнению, объясняется действием внутривидовой конкуренции паразитов. Поскольку экологическая ниша адултных паразитов ограничена размерами тела хозяина, интенсивное поступление *C. ornata* в популяцию озерной лягушки ведет, с одной стороны, к снижению количества гельминтов в гемипопуляции (в сеголетках амфибии), с дру-

гой — к уменьшению размеров тела нематод (в двух старших возрастных группах озерных лягушек), для снижения потребностей паразитов в ограниченных ресурсах организма хозяина. Конкуренция среди растущих гельминтов за пространство и другие ресурсы организма хозяина приводит к изменчивости размеров у взрослых паразитов.

Отмеченные сезонные различия в показателях средней длины тела нематод из самцов и самок озерной лягушки обусловлены разными темпами роста, созревания паразитов и вывода ими личинок, а также особенностями экологии и физиологии земноводных разного пола (особенно в период размножения). Кроме того, при изучении сезонной изменчивости размеров тела *C. ornata* из озерных лягушек установлено, что на линейные размеры тела паразитов также влияет абиотический фактор среды — температура воды.

Существующие различия в физиологических и биохимических процессах, протекающих в организме амфибий разных фенотипов, их экологии определяют вариабельность размеров тела *C. ornata*. Выявлены достоверные различия в значениях средней длины тела паразитов из амфибий морф *striata* и *maculata*. Самки *C. ornata* из «полосатых» лягушек во все сезоны года крупнее самок нематоды из «бесполосых» амфибий.

Таким образом, чем сильнее проявляются различия в биологии и экологии субпопуляций озерных лягушек по разным параметрам (возраст, фенотип, пол хозяина), тем более выражена вариабельность размерной структуры гемипопуляции *C. ornata*. Полученные нами результаты в определенной мере свидетельствуют о том, что изменчивость размеров тела *C. ornata* определяется и генетическим полиморфизмом как популяции нематоды, так и популяции озерной лягушки, который обуславливает различный темп роста каждой конкретной особи паразита в каждой конкретной особи хозяина.

#### Список литературы

- Аралханова А. Е. 2010а. Видовой состав и морфологические особенности трематод остромордой и озерной лягушек в Восточно-Казахстанской области. Вестн. Павлодар. гос. ун-та. Сер. химико-биологическая. 1: 20—30.
- Аралханова А. Е. 2010б. Особенности биологии и морфологии нематоды *Rhabdias bufonis* от амфибий Восточно-Казахстанской области. Вестн. Павлодар. гос. ун-та. Сер. химико-биологическая. 1: 31—37.
- Аралханова А. Е. 2010в. Особенности морфологии нематоды *Oswaldocruzia filiformis* от остромордой лягушки из Восточно-Казахстанской области. Гигиена, эпидемиология и иммунология. 1 (43): 113—115.
- Ваккер В. Г., Тарасовская Н. Е. 1988а. Биология *Opisthioglyphe ranae* в Среднем Прииртышье. Деп. в ВИНТИ, № 4148-B88. 21 с.
- Ваккер В. Г., Тарасовская Н. Е. 1988б. Биология *Oswaldocruzia filiformis* в Среднем Прииртышье. Деп. в ВИНТИ, № 4147-B88. 27 с.
- Ваккер В. Г., Тарасовская Н. Е. 1988в. Биология *Rhabdias bufonis* в Среднем Прииртышье. Деп. в ВИНТИ, № 4146-B88. 17 с.
- Вершинин В. Л. 2002. О роли внутривидового полиморфизма в процессах адаптации и микроэволюции при антропогенных трансформациях среды (на примере *Rana arvalis* и *R. ridibunda*). В кн.: Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тезисов докладов Всероссийской конференции. Нижний Тагил. 24—25.

- Дубинина М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 12: 300—350.
- Иешко Е. П. 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Ищенко В. Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.
- Леденцов А. В. 1990а. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 1990. 18 с.
- Леденцов А. В. 1990б. Сравнение продолжительности жизни и времени полового созревания у «полосатых» и «бесполосых» особей остромордой лягушки. В кн.: Фенетика природных популяций. Матер. IV Всесоюз. совещ. М. 162—163.
- Рокицкий П. Ф. 1968. Основы вариационной статистики для биологов. Минск: Изд-во Белорус. гос. ун-та. 222 с.
- Рункова Г. Г. 1975. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биологических исследованиях. Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск. 97: 18—104.
- Тарасовская Н. Е. 2009. Внутривидовые взаимодействия нематоды *Oswaldocruzia filiformis* от остромордой лягушки, их влияние на размеры гельминтов. Гылым жэне билим. Наука и образование. 3 (16): 97—104.
- Тарасовская Н. Е. 2011. Использование морфометрического анализа в изучении межвидовых отношений легочных гельминтов остромордой лягушки в Павлодарской области. Вестн. Казах. нац. ун-та. Сер. биол. 1 (47): 81—85.
- Тарасовская Н. Е. 2013. Межвидовые и внутривидовые отношения легочной нематоды *Rhabdias bufonis* у остромордой лягушки в припойменных биотопах реки Иртыш в 2012 г. В кн.: Материалы Международной заочной научно-практической конференции «Вопросы естественных и математических наук» (Новосибирск, 4 марта 2013 г.). Новосибирск. 125—136.
- Тарасовская Н. Е., Пашкевич В. И. 2011. К гельминтофауне остромордой лягушки в Акмолинской области. Биологические науки Казахстана. 1: 87—94.
- Терентьев В. П. 1962. Характер географической изменчивости зеленых лягушек. Труды Петергофского биологического института Ленинградского государственного университета. 19: 98—121.
- Топоркова Л. Я., Боголюбова Т. В., Хафизова Р. Г. 1979. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны среднего Урала. В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. 108—115.
- Фрезе В. И. 1977. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма). В кн.: Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. 27: 174—205.
- Шарыгин С. А. 1980а. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 24 с.
- Шарыгин С. А. 1980б. Содержание микроэлементов в организме остромордой лягушки. В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс. 78—80.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г. 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки. Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 73 (3): 127—134.
- Шляхтин Г. В. 1985. Фенетический анализ окраски спины озерной лягушки. В кн.: Фенетика популяций. Матер. 3-го Всесоюз. совещ. Саратов. 173—174.
- Щупак Е. Л. 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки. В кн.: Информационные материалы Института экологии растений и животных РАН. Свердловск. 36 с.
- Bush A. O., Lotz J. M. 2000. The ecology of crowding. Journ. of Parasitol. 86: 212—213.
- Calder W. A. 1984. Size, function and life history. Cambridge, MA, Harvard University Press. 431 p.
- Carr J. A. 2010. Stress and reproduction in amphibians. In: D. O. Norris, K. H. Lopez (eds). Hormones and reproduction of vertebrates, Academic Press. 1: 99—116.

- Charnov E. L. 1993. Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press. 167 p.
- Duellman W. E., Trueb L. 1994. Biology of amphibians. The Johns Hopkins University. 670 p.
- Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U., Székely T. (eds). 2007. Sex, size and gender roles. Evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press. 278 p.
- Feder M. E., Burggren W. W. (eds). 1992. Environmental physiology of the amphibians. The University of Chicago Press. 646 p.
- Gemmell A. W., Skorpíng A., Read A. F. 1999. Optimal timing of first reproduction in parasitic nematodes. *Journ. of Evolutionary Biology*. 12: 1148—1156.
- Hartwich G. 1972. Über *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788) und die Abtrennung von *Rhabdias dossei* nov. spec. (Nematoda: Rhabdiasidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. 48 (2): 401—404.
- Harvey P. H., Keymer A. E. 1991. Comparing life histories using phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 332: 31—39.
- Hoffman E. A., Blouin M. S. 2002. A review of color and pattern polymorphisms in anurans. *Biological Journ. of the Linnean Society*. 70 (4): 633—665.
- Ishchenko V. G. 1994. Ecological mechanism determining stability of color polymorphism in the population of moor frog *Rana arvalis*. *Russian Journ. of Herpetology*. 1 (2): 117—120.
- Lees E., Bass L. 1960. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitization in frogs. *Nature*. 188: 1207—1208.
- Morand S. 1996. Life-history traits in parasitic nematodes: a comparative approach for the search of invariants. *Functional Ecology*. 10: 210—218.
- Poulin R. 1998. Evolutionary ecology of parasites: from individuals to communities. London, Chapman & Hall. 212 p.
- Poulin R., Latham A. D. M. 2002. Inequalities in size and intensity dependent growth in a mermitid nematode parasitic in beach hoppers. *Journ. of Helminthology*. 76: 65—70.
- Poulin R., Morand S. 2000. Parasite body size and interspecific variation in levels of aggregation among nematodes. *Journ. of Parasitol.* 86 (3): 642—647.
- Read C. P. 1951. The crowding effect in tapeworm infections. *Journ. of Parasitol.* 37: 174—178.
- Schmidt-Nielsen K. 1984. Scaling: why is animal size so important? Cambridge: Cambridge University Press. 241 p.
- Skorpíng A., Read A. F., Keymer A. E. 1991. Life history covariation in intestinal nematodes of mammals. *Oikos*. 60: 365—372.
- Wells K. D. 2010. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press. 1400 p.
- Woolbright L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibian. *American Naturalist*. 121 (1): 110—119.

VARIABILITY AND DETERMINING FACTORS OF THE BODY SIZE  
STRUCTURE OF THE INFRAPOPULATION OF COSMOCERCA ORNATA  
(NEMATODA: COSMOCERCIDAE) IN MARSH FROGS

A. A. Kirillov, N. Yu. Kirillova

*Key words:* nematodes, *Cosmocerca ornata*, parasite body size, variability, infrapopulation, marsh frog, ecological factors, Samarskaya Luka.

SUMMARY

Variability of the body size in females of the *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845), a parasite of marsh frogs, is studied. The influence of both biotic (age, sex and a phenotype of the host, density of the parasite population) and abiotic (a season of the year, water tem-

perature) factors on the formation of the body size structure in the *C. ornata* hemipopulation (intrapopulation) is demonstrated. The body size structure of the *C. ornata* hemipopulation is characterized by the low level of individual variability as within certain subpopulation groups of amphibians (sex, age and phenotype), so within the population of marsh frogs as a whole. The more distinct are the differences in biology and ecology of these host subpopulations, the more pronounced is the variability in the body size of *C. ornata*.

---